DOI:10.11931/guihaia.gxzw202303044

猫儿山 3 种森林类型林下植物叶片与土壤化学计量特征

邓丽丽[1]，秦惠珍[2]，史艳财[1]，韦霄[1]，吕仕洪[1*]

（广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所，广西 桂林 541006；2. 广西大学 林学院，南宁 530004）

摘　要：探究猫儿山不同森林类型林下植物叶片与土壤化学计量特征，可揭示其林下植物适应策略，为森林管理提供数据支持。该文对猫儿山针阔混交林（ZK）、常绿阔叶次生林（CLC）和常绿阔叶林（CL）林下草本层和灌木层主要植物叶片与土壤的化学计量进行测定和分析。结果表明：（1）总体上草本层和灌木层植物叶片的 C、N 含量差异不显著，草本层植物叶片 P、K 含量极显著高于灌木层，N∶P 显著低于灌木层；草本层植物更易受 N 限制，灌木层植物更易受 P 限制且其 N 和 P 利用效率更高；不同森林类型之间的灌木层植物叶片化学计量差异不显著，草本层植物叶片 N 含量、C∶N 和 C∶P 差异显著，针阔混交林草本层植物的养分利用效率较高。（2）3 种森林类型的土壤 C、N 含量显示 CL>CLC>ZK，且彼此之间差异极显著，针阔混交林土壤的 P 含量最高而 C∶P、N∶P 最低。（3）针阔混交林的土壤显著影响林下植物部分叶片化学计量，另外 2 种森林类型的土壤影响不显著。综上所述，猫儿山不同森林类型的土壤化学计量存在显著或极显著差异；林下不同层次的植物对营养元素的需求以及环境适应策略不同；针阔混交林土壤对林下植物叶片化学计量影响较强，并且其有机质分解效率较低而致使土壤受 N 限制，因此应加强针阔混交林的 N 素管理。

关键词：猫儿山，森林类型，土壤，草本层，灌木层，化学计量特征

中图分类号：Q948　　　　**文献标识码:** A

Stoichiometric characteristics of understory plant leaves and soil of three forest types in Maoershan

DENG Lili[1], QIN Huizhen[2], SHI Yancai[1], WEI Xiao[1], LÜ Shihong[1*]

(1. *Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences*, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. *College of Forestry, Guangxi University,* Nanning 530004, China)

Abstract: Exploring the stoichiometric characteristics of understory plants’ leaves and soil in different forest types in Maoershan can reveal the adaptation strategies of understory plants in Maoershan, and provide data support for forest management. In this paper, coniferous and broad-leaved mixed forest (ZK), evergreen broad-leaved secondary forest (CLC) and evergreen broad-leaved forest (CL) in Maoershan were selected as three forest types, the leaf stoichiometry of main plants in herb layer and shrub layer, and the soil stoichiometry under three forest types were measured and analyzed. The results were as follows: (1) There was no significant difference in leaf C and N contents between herb layer and shrub layer, but P and K contents in herb layer were extremely significantly higher than that in shrub layer, and N∶P was significantly lower than that in shrub layer. Plants in herb layer was more likely to be restricted by N, plants in shrub layer

基金项目：广西青年科学基金(2020GXNSFBA297153)；国家自然科学基金（31960241）；国家林业和草原局重点研发项目(GLM [2021]037 号)。

第一作者：邓丽丽（1992-），硕士，助理研究员，研究方向为森林生态学，(E-mail) denglilimini@163.com。

[*]**通讯作者：**吕仕洪，副研究员，研究方向为植物资源利用与恢复生态学，(E-mail)lshh@gxib.cn。

was more likely to be restricted by P and the utilization efficiency of N and P were higher. There was no significant difference in leaf stoichiometry of plants in shrub layer among different forest types, but there were significant differences in leaf N content, C∶N, C∶P of plants in herb layer among different forest types. Plants in herb layer of coniferous and broad-leaved mixed forest had higher nutrient use efficiency. (2) The soil C and N contents of the three forest types showed that CL > CLC > ZK, and there were extremely significant differences among the three forest types. The soil P content of coniferous and broad-leaved mixed forest was the highest, while that of C∶P and N∶P was the lowest. (3) Soil in coniferous and broad-leaved mixed forest significantly affected some leaf stoichiometry of plants in herb layer and shrub layer, while the other two forest types had no significant effect on underforest plants. To sum up, there are significant or extremely significant differences in soil stoichiometry among different forest types in Maoershan. The nutrient requirements and environmental adaptation strategies of plants in herb layer and shrub layer are different. The soil of coniferous and broad-leaved mixed forest has a strong influence on the leaf stoichiometry of understory plants, and the soil with low decomposition efficiency of organic matter in this forest type, and the soil is limited by N due to the low decomposition efficiency of organic matter, so the management of N in the mixed forest should be strengthened.
Keywords: Maoershan, forest type, soil, herb layer, shrub layer, stoichiometric characteristics

生态化学计量学是分析多重化学元素质量平衡及其对生态交互作用影响的理论和科学，化学计量特征研究对揭示物种的生态策略和适应性具有重要的生理学意义（李秀等，2023）。作为植物最敏感的器官，叶片对环境变化敏感，可塑性强，其功能性状承载较多的环境变化信息，与植物生物量及其资源获取和利用密切相关（Wright et al., 2004; Niinemets & Kull, 2003），从叶片化学计量角度研究植物的环境适应性已成为生态学研究的热点之一。慕宗杰等（2020）认为植物叶片功能性状与土壤的关系最为密切，植物通过凋落物分解来改善土壤质量，而土壤质量对植被生长及群落演替速度和方向等有重要影响。研究植物叶片与土壤化学计量的响应关系，对揭示植物的生态适应策略具有重要意义。

林下植物主要包括森林冠层下的灌木、草本、藤本和乔木幼树等，是森林生态系统的重要组成部分，不同生活型植物占据不同的空间环境（张乃木等，2020；朱喜等，2014）。近年来，森林生态系统 C、N、P 化学计量的研究多集中于乔木层或是乔木-凋落物-土壤耦合系统（王珂等，2023；余雅尧等，2023），对林下植物的研究相对较少，然而有研究表明不同生活型植物叶片的 C、N、P 含量及其计量比差异显著（巴格登等，2023），灌木植物 P 含量显著低于一年生和多年生草本植物（刘小菊等，2020）。林下植物作为森林的更新与补充，在森林发展过程中发挥着重要作用，对不同森林类型草本层和灌木层植物的叶片化学计量进行研究，可了解不同森林类型林下植物对营养环境的适应策略。

猫儿山国家级自然保护区现存有较大面积的原始森林植被及垂直带谱，尤其是原生性亚热带常绿阔叶林，具有巨大的生态服务价值和很高的科研价值，但由于人为干扰的影响，部分原生植被已退化为常绿阔叶次生林、针阔混交林、灌丛和草丛等，对其森林生态系统功能造成了较大的影响，Holl（2017）认为原生林退化威胁着生物多样性和生态安全。目前，猫儿山森林植物与土壤的响应研究大部分是针对森林上层优势植物开展的，林下植物对土壤因子的响应研究较少（朱彪等，2004；黄金铃和蒋得斌，2002）。因此，本研究结合猫儿山森林现状，以针阔混交林（ZK）、常绿阔叶次生林（CLC）和常绿阔叶林（CL）3 种不同森林类型的林下植物为对象，测定植物叶片和土壤的化学元素含量，分析其化学计量特征及其相互之间的内在联系，旨在探讨：（1）猫儿山不同森林类型之间的同一林下层（草本层和

灌木层）植物、以及同一森林类型不同林下层之间植物叶片化学计量的差异；（2）猫儿山不同森林类型之间土壤化学计量的差异；（3）猫儿山不同森林类型的草本层和灌木层植物叶片与土壤化学计量的相关性。以期揭示该区不同森林类型林下植物的生态适应策略，为猫儿山森林管理提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

猫儿山国家级自然保护区位于广西东北部，地理坐标为 110°20'—110°35' E、25°48'—25°58' N。总面积 17 008.5 hm^2，主峰猫儿山海拔 2 141.5 m。猫儿山属中亚热带山地气候，山顶年均温 7 ℃，最高温 23 ℃，最低温-1.9 ℃，山脚年均温 16~18 ℃，大于 10 ℃的年积温为 6 000 ℃左右，年降水量在 2 500 mm 以上。该区常绿阔叶林和常绿针阔混交林带分布在海拔 300~1 200 m 之间（朱彪等，2004；黄金铃和蒋得斌，2002），本研究选取该林带内 3 种不同类型的森林（针阔混交林、常绿阔叶次生林和常绿阔叶林），分析和比较其林下草本层和灌木层植物叶片及土壤化学计量特征。

1.2 取样和处理方法

2019 年 8 月，在前述 3 种森林类型中，参考张增可等（2019）和喻理飞等（2000）的方法，各设置一个 20 m×20 m 的临时样地（表 1），根据方格法选取样地 4 个边角及中心设立 5 个 5 m×5 m 的方格样方，然后在样方中选择草本层和灌木层盖度较大或数量较多、能满足采样要求的植物作为叶片采集对象，草本层包括草本及草质藤本，灌木层包括灌木、木质藤本和不高于 5 m 的乔木幼树（表 2），采集其成熟、形状和叶色正常且无病虫害的叶片，5 个样方中重复出现的植物分别取样后混合为 1 份样品，每种植物叶样鲜重不少于 100 g，带回实验室后将叶片在烘箱内 120 ℃杀青 30 min，然后在 80 ℃下烘干至恒重并研磨粉碎，过 100 目筛以备叶片养分含量测定。

在各森林类型的 5 个样方内分别用土钻钻取 0~20 cm 的土壤，所采土样做好记录并带回实验室风干，拣除石块和细根等杂质后研磨使其过 100 目筛备用。

表 1 样地基本情况

Table 1 Basic condition of plots

森林类型 Forest type	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope (°)	郁闭度 Canopy density
ZK	110°29′37″ E	25°51′46″ N	865	30	0.80
CLC	110°29′16″ E	25°53′06″ N	1125	25	0.70
CL	110°29′11″ E	25°52′50″ N	1113	28	0.85

表 2 不同森林类型的林下主要植物

Table 2 Dominant plants under the forest at the different forest types

编号 Plot No.	林下层 Understory	主要植物种类 Dominant plant species
ZKH	针阔混交林草本层 Herb layer of coniferous and broad-leaved mixed forest	淡竹叶，五节芒，山姜 *Lophatherum gracil*, *Miscanthus sinensis*, *Alpinia japonica*,

ZKS	针阔混交林灌木层 Shrub layer of coniferous and broad-leaved mixed forest	栲，黄檀，杨桐，竹叶木姜子，南方荚蒾，大青，算盘子，朱砂根，地棯，草珊瑚，周毛悬钩子，南五味子 *Castanopsis fargesii*, *Dalbergia hupeana*, *Adinandra millettii*, *Litsea pseudoelongata*, *Viburnum fordiae*, *Clerodendrum cyrtophyllum*, *Glochidion puberum*, *Ardisia crenata*, *Melastoma dodecandrum*, *Sarcandra glabra*, *Rubus amphidasys*, *Kadsura longipedunculata*
CLCH	常绿阔叶次生林草本层 Herb layer of evergreen broad-leaved secondary forest	紫菊，白苞蒿，牛尾菜，日本薯蓣，黄金凤 *Notoseris macilenta*, *Artemisia lactiflora*, *Smilax riparia*, *Dioscorea japonica*, *Impatiens siculifer*
CLCS	常绿阔叶次生林灌木层 Shrub layer of evergreen broad-leaved secondary forest	闽楠，细枝柃，香港四照花，团叶杜鹃，云锦杜鹃，紫麻，广西悬钩子，常春藤 *Phoebe bournei*, *Eurya loquaiana*, *Cornus hongkongensis*, *Rhododendron orbiculare*, *R. fortunei*, *Oreocnide frutescens*, *Rubus kwangsiensis*, *Hedera nepalensis*
CLH	常绿阔叶林草本层 Herb layer of evergreen broad-leaved forest	异药花，赤车，香港双蝴蝶 *Fordiophyton faberi*, *Pellionia radicans*, *Tripterospermum chinense*
CLS	常绿阔叶林灌木层 Shrub layer of evergreen broad-leaved forest	黄丹木姜子，薄叶山矾，山矾，多花山矾，异叶榕，常山，寒莓 *Litsea elongata*, *Symplocos anomala*, *S. sumuntia*, *S. ramosissima*, *Ficus heteromorpha*, *Dichroa febrifuga*, *Rubus buergeri*

1.3 样品分析

叶片元素测定包括碳（leaf carbon content, LC）、氮（leaf nitrogen content, LN）、磷（leaf phosphorus content, LP）和钾（leaf potassium content, LK）含量，并计算其碳氮比（LC∶LN)、碳磷比（LC∶LP）、氮磷比（LN∶LP）和钾磷比（LK∶LP）。土壤元素测定包括碳（soil carbon content, SC）、氮（soil nitrogen content, SN）和磷（soil phosphorus content, SP）含量，并计算其碳氮比（SC∶SN）、碳磷比（SC∶SP）和氮磷比（SN∶SP）。

根据吴陶红等（2023）的测定方法，LC、LN 和 SN 采用元素分析仪（德国 Elementar Vario Macro cube）测定，LP、LK、SC 和 SP 分别采用钼锑抗比色法、火焰光度法、重铬酸钾容量法-外加热法和氢氧化钠熔融法-钼锑抗比色法测定。

1.4 数据分析

使用 Excel 进行数据整理。数据整理时，为满足正态分布要求和 ANOVA 假设，使用 ln（x+1)将各类数据进行自然对数转换，使用 SPSS 23.0 进行 *t* 检验和单因素方差分析（one-way ANOVA），并对不同森林类型的各指标参数进行显著性检验（Duncan 法，显著性水平为 0.05），使用 Person 系数对林下植物叶片化学计量与土壤因子进行相关性分析。

2 结果与分析

2.1 不同森林类型的林下植物叶片化学计量特征

根据 3 种森林类型林下草本层和灌木层植物叶片化学计量的分析结果（表 3），从总体看，LP、LK、LC∶LP 和 LN∶LP 在两个林下层之间均差异极显著，草本层 LP 和 LK 极显

著高于灌木层，LC∶LP 和 LN∶LP 极显著低于灌木层，LC∶LN 显著低于灌木层，两者之间的 LN、LC、LK∶LP 和 LN∶LK 差异不显著。

比较不同森林类型、同一林下层植物叶片化学计量特征可知，常绿阔叶次生林草本层植物 LN 显著高于针阔混交林，但与常绿阔叶林差异不显著；针阔混交林的草本层植物 LC∶LN（21.953）显著高于另外两种森林类型，常绿阔叶林和针阔混交林的草本层植物 LC∶LP 显著高于常绿阔叶次生林，3 种森林类型之间的灌木层植物化学计量特征差异不显著。

比较同一森林类型、不同林下层植物叶片化学计量的分析结果，常绿阔叶林中各项指标在不同林下层间均差异不显著，常绿阔叶次生林的草本层植物 LN、LP、LK 均显著或极显著高于灌木层，而 LC∶LN、LC∶LP、LN∶LP、LN∶LK 则显著或极显著低于灌木层；LC 和 LK∶LP 在两个林下层之间差异不显著，针阔混交林中仅灌木层 LN∶LP 显著高于草本层，其他指标差异不显著。

表 3 林下植物叶片化学计量变化规律

Table 3 Variation in leaf stoichiometry of forest understory plants

性状 Trait	总体草本层 Total herb layer	总体灌木层 Total shrub layer	CLH	CLS	CLCH	CLCS	ZKH	ZKS
LN ($g\cdot kg^{-1}$)	24.597±4.600	20.703±5.702	23.720±1.193ab	22.576±5.687	28.049±2.990*a	21.110±5.025*	19.721±4.458b	19.215±6.259
LP ($g\cdot kg^{-1}$)	1.881±0.732**	1.100±0.369**	1.489±0.173	1.100±0.511	2.423±0.794**	1.205±0.361**	1.371±0.178	1.024±0.279
LK ($g\cdot kg^{-1}$)	20.219±15.676**	10.466±4.853**	10.532±5.418	11.750±6.421	30.199±17.492*	12.271±4.595*	13.273±11.194	8.335±3.257
LC ($g\cdot kg^{-1}$)	404.317±18.552	417.817±39.225	403.110±20.119	393.937±37.496	395.716±12.816	424.620±46.684	419.858±20.934	428.066±30.424
LC∶LN	17.106±4.068*	21.800±6.609*	17.010±0.869b	18.373±4.463	14.255±1.772*b	21.341±6.237*	21.953±4.488a	24.314±7.394
LC∶LP	240.019±74.651**	419.338±130.071**	272.509±25.281a	418.449±157.011	179.359±65.237**b	381.564±116.968**	308.629±29.486a	447.376±126.177
LN∶LP	13.909±2.923**	19.451±3.784**	16.017±1.142	22.164±4.517	12.347±3.229*	17.997±3.202*	14.405±2.728*	18.781±3.005*
LK∶LP	10.281±5.705	9.896±4.507	6.999±3.098	11.107±5.278	12.089±3.447	10.786±4.780	10.552±10.244	8.477±3.767
LN∶LK	1.855±1.198	2.394±1.227	2.698±1.400	2.399±1.313	1.092±0.386*	1.910±0.681*	2.283±1.456	2.743±1.443

注：*表示同一森林类型草本层和灌木层差异显著（$P<0.05$）；**表示同一森林类型草本层和灌木层差异极显著（$P<0.01$）。不同小写字母表示同一林层不同森林类型间差异显著（$P<0.05$），无字母的表示差异不显著（$P>0.05$）。

Note: * indicates there is significant differences between herb layer and shrub layer in the same forest type ($P<0.05$); ** indicates there is extremely significant differences between herb layer and shrub layer in the same forest type ($P<0.01$); No * and ** indicate no significant differences ($P>0.05$). Different lowercase letters indicate

significant differences between different forest types of the same layer (*P*<0.05), while no letters indicate no significant differences (*P*>0.05).

2.2 不同森林类型的土壤化学计量特征

土壤化学计量分析结果显示（表 4），3 种森林类型的 SN 和 SC 均为 CL>CLC>ZK，其中 SN 相互之间差异极显著，常绿阔叶林 SC 极显著高于针阔混交林，但与常绿阔叶次生林差异不显著，针阔混交林 SP 极显著高于另外两种森林类型，SC∶SP 和 SN∶SP 均表现为针阔混交林极显著低于另外 2 种森林类型，SC∶SN 在 3 种森林类型之间差异不显著。

表 4 不同森林类型土壤化学计量特征变化规律

Table 4 Variation of soil stoichiometric characteristics at different forest types

性状 Trait	森林类型 Forest type		
	ZK	CLC	CL
SN（$g \cdot kg^{-1}$）	2.693±0.892C	3.758±0.437B	5.163±0.747A
SP（$g \cdot kg^{-1}$）	0.358±0.089A	0.131±0.031B	0.185±0.041B
SC（$g \cdot kg^{-1}$）	73.112±15.193B	99.671±19.955AB	126.545±18.006A
SC∶SN	29.888±14.276	26.659±5.350	24.890±4.778
SC∶SP	212.702±65.655B	779.617±148.603A	711.858±176.914A
SN∶SP	7.489±1.270B	29.427±3.733A	28.332±2.109A

注：表中同行不同大写字母表示不同森林类型之间差异极显著（*P*<0.01），未标注字母表示差异不显著（*P*>0.05）。

Note: In the same row, different uppercase letters in the table indicate extremely significant differences in different forest types (*P*<0.01), unmarked letters indicate no significant differences (*P*>0.05).

2.3 林下植物叶片与土壤之间化学计量特征的相关性

由表 5 可知，常绿阔叶次生林与常绿阔叶林中的草本层植物叶片与土壤化学计量间的相关性均未达到显著水平，针阔混交林中 LP 与 SP 呈显著负相关，LC∶LN 与 SN∶SP 显著正相关。

表 5 草本层叶片与土壤化学计量特征的相关性分析结果

Table 5 Results of correlation analysis between leaf and soil stoichiometric characteristics in herb layer

性状 Trait		LN	LP	LK	LC	LC∶LN	LC∶LP	LN∶LP	LK∶LP	LN∶LK
ZK	SN	-0.841	-0.886	0.927	-0.578	0.699	0.975	-0.336	0.924	-0.986
	SP	-0.449	**-0.999***	0.989	-0.913	0.237	0.952	0.190	0.990	-0.934
	SC	0.949	0.195	-0.290	-0.273	-0.995	-0.439	0.944	-0.283	0.487
	SC∶SN	0.976	0.671	-0.741	0.260	-0.903	-0.838	0.641	-0.735	0.867
	SC∶SP	0.881	0.847	-0.895	0.512	-0.753	-0.954	0.409	-0.891	0.969
	SN∶SP	-0.959	-0.229	0.324	0.239	**0.998***	0.470	-0.932	0.316	-0.518
CLC	SN	0.184	0.564	0.650	-0.569	-0.296	-0.546	-0.618	0.479	-0.703
	SP	0.382	0.661	0.760	-0.594	-0.469	-0.634	-0.656	0.558	-0.768
	SC	-0.361	0.163	-0.174	-0.489	0.178	-0.226	-0.412	-0.524	0.059
	SC∶SN	-0.293	-0.197	-0.504	-0.008	0.240	0.141	0.073	-0.675	0.471
	SC∶SP	-0.349	-0.305	-0.569	0.115	0.318	0.253	0.192	-0.659	0.531
	SN∶SP	-0.586	-0.702	-0.809	0.553	0.631	0.666	0.621	-0.596	0.754
CL	SN	0.805	0.950	0.666	0.899	0.061	-0.749	-0.993	0.484	-0.543

SP	0.816	0.956	0.651	0.891	0.042	-0.762	-0.995	0.467	-0.527
SC	-0.352	-0.044	0.899	0.665	0.977	0.434	-0.158	0.974	-0.956
SC∶SN	-0.856	-0.653	0.434	0.059	0.898	0.899	0.488	0.623	-0.567
SC∶SP	-0.914	-0.742	0.318	-0.066	0.837	0.947	0.593	0.520	-0.46
SN∶SP	-0.917	-0.996	-0.482	-0.779	0.163	0.878	0.994	-0.276	0.342

注：*表示在 0.05 级别（双尾）相关性显著。下同。

Note: * indicates the correlation is significant at level 0.05 (double tails). The same as below.

根据表 6 的分析结果，针阔混交林灌木层植物的 LN∶LK 与 SN 显著负相关但与 SC∶SP 显著正相关，LK∶LP 与 SC∶SN 显著负相关；常绿阔叶林灌木层植物的 SN 与 LK∶LP 显著正相关。

表 6 林下灌木层叶片与土壤化学计量特征的相关性分析结果

Table 6 Results of correlation analysis between leaf and soil stoichiometric characteristics in shrub layer

性状 Trait		LN	LP	LK	LC	LC∶LN	LC∶LP	LN∶LP	LK∶LP	LN∶LK
ZK	SN	-0.452	-0.325	0.406	0.180	0.407	0.265	-0.403	0.922	**-0.998***
	SP	0.064	0.202	0.815	-0.345	-0.115	-0.263	-0.812	0.597	-0.825
	SC	0.978	0.940	0.457	-0.879	-0.967	-0.917	-0.461	-0.880	0.677
	SC∶SN	0.733	0.632	-0.065	-0.510	-0.698	-0.582	0.061	**-0.999***	0.959
	SC∶SP	0.522	0.398	-0.333	-0.258	-0.478	-0.340	0.329	-0.950	**1.000****
	SN∶SP	-0.971	-0.928	-0.426	0.862	0.957	0.903	0.429	0.896	-0.703
CLC	SN	0.674	0.091	-0.480	-0.556	-0.696	-0.228	0.510	-0.453	0.611
	SP	0.787	0.265	-0.480	-0.505	-0.768	-0.393	0.398	-0.563	0.655
	SC	-0.158	-0.168	-0.064	-0.337	0.012	0.082	0.085	0.045	-0.018
	SC∶SN	-0.538	-0.074	0.322	0.181	0.471	0.115	-0.388	0.306	-0.445
	SC∶SP	-0.629	-0.129	0.390	0.266	0.568	0.194	-0.404	0.400	-0.527
	SN∶SP	-0.878	-0.422	0.489	0.434	0.816	0.539	-0.281	0.673	-0.694
CL	SN	-0.463	-0.504	0.336	-0.504	0.421	0.478	0.474	**0.892***	-0.675
	SP	-0.641	-0.629	0.182	-0.652	0.590	0.605	0.532	0.834	-0.584
	SC	0.677	0.456	0.707	0.327	-0.684	-0.444	-0.094	0.409	-0.449
	SC∶SN	0.814	0.687	0.258	0.593	-0.788	-0.66	-0.409	-0.355	0.170
	SC∶SP	0.845	0.730	0.208	0.664	-0.810	-0.703	-0.471	-0.460	0.241
	SN∶SP	0.830	0.758	0.062	0.764	-0.778	-0.738	-0.580	-0.670	0.390

注：**表示在 0.01 级别（双尾）相关性显著。

Note: ** indicates the correlation is significant at level 0.01 (double tails).

3 讨论与结论

3.1 不同森林类型不同林层植物叶片化学计量特征的差异

C、N、P 和 K 元素共同影响着植物的生长，且彼此间也会相互影响，同时元素含量的动态平衡以及其化学计量特征是植物生产力和土壤肥力的直接影响因素（董雪等，2019；俞月凤等，2014）。本研究中林下植物的叶片 C 含量为 411.067 $g\cdot kg^{-1}$，低于全球植物叶片的平均水平（464 $mg\cdot g^{-1}$）及云南季风常绿阔叶林植物叶片 C 平均含量（470.3 $g\cdot kg^{-1}$）（刘万德等，2010；He et al.，2000），这可能是由于本研究的研究对象为林下植物，森林中上层优

势植物具有竞争优势，限制了林下植物对资源获取和利用，从而导致C储存能力较弱。由于林下草本层和灌木层植物多为生长速率较快的植物，本研究中林下植物的叶片N含量（22.650 $g·kg^{-1}$）均略高于全球尺度的N平均含量（20.10 $mg·g^{-1}$）；有研究表明中国植物叶片P含量低于全球尺度（任书杰等，2007），本研究中叶片P含量与其结果一致。植物的C∶N与C∶P通常能反映出植物对N、P的利用效率，可在一定程度上判断环境对植物生长的N、P养分供应状况（王绍强和于贵瑞，2008），本研究叶片C∶N均低于全球水平的22.5，也低于浙江天童山常绿阔叶林（39.9）和常绿针叶林（48.1）；叶片C∶P略高于全球平均水平的232，但低于浙江天童山常绿阔叶林（758.0）和常绿针叶林（677.9），说明本研究区林下植物的N、P利用效率较低（阎恩荣等，2010；Elser et al., 2000）。由于N∶P临界值会因生态系统类型、植物种类组成的不同产生差异，因而不能单独运用某一N∶P阈值判定不同生态系统的限制元素，但N∶P比值较低一般反映该植物群落更易受N限制，反之N∶P比值较高则反映更易受P限制（蒋龙等，2019），本研究草本层植物N∶P低于灌木层植物，说明草本层植物更易受N限制而灌木层更易受P限制。

在对同一森林类型的不同林下层间的比较分析中，林下植物整体和常绿阔叶次生林植物叶片化学计量的变化相似，草本层植物叶片C含量在不同林层间差异不显著，叶片P、K含量显著或极显著高于灌木层，这也许是因为草本植物寿命短生长速度快，因此需要更多的N、P进行生长和繁殖（刘小菊等，2020；张雨鉴等，2019）。在不同的林下层之间，常绿阔叶林和针阔混交林中几乎所有化学计量差异不显著，而常绿阔叶次生林中绝大多数化学计量差异显著或极显著，这是否是植物对人为干扰后的适应性反应尚待深入研究。由于植物内的C元素含量变异较小，所以P元素的变化影响C∶P的变化，使其在草本层和灌木层间均存在显著或极显著差异，这与前人的研究结果类似（Reich et al.，2004；Hedin，2004）。生长速率假说认为植物C∶N、C∶P越高的植物生长速率越慢（张蕾蕾等，2016），本研究C∶N、C∶P均表现为灌木层高于草本层，并在整体和常绿阔叶次生林中表现显著或极显著差异（表3），说明灌木层植物叶片的N和P利用效率较高，但生长缓慢，也说明同一生境中，不同林层植物采取了不同的养分利用策略。在常绿阔叶林和针阔混交林中，不同林层间的植物叶片化学计量存在差异但未达显著水平，而常绿阔叶次生林林下植物大多数叶片化学计量在草本层和灌木层均存在显著或极显著差异，这可能是人为干扰引起了林下空间及光资源等的改变，同时也引起了林下优势物种的变化，从而导致植物改变养分利用策略。

对同一林层不同森林类型间林下植物叶片化学计量的分析中，3个森林类型的灌木层之间不存在显著差异，说明不同森林类型的灌木层植物对养分的利用较为稳定。总体来看，常绿阔叶次生林林下植物叶片呈现较高的N、P、K含量，可能是经过人为干扰的次生林上层植被被砍伐，林下植物能获取的资源增多利于林下植物快速生长，从而表现出更高的N、P、K含量。叶片C∶N和C∶P比在一定程度上能反应植物对营养的利用效率（巴格登等，2023；原雅楠等，2019），邢雪荣等（2000）认为植物在养分元素供应不足或过剩的情况下会表现出较高或较低的养分利用效率，本研究中针阔混交林2个林层植物叶片C∶N和C∶P均高于另外2种森林类型，说明针阔混交林林下植物有更高的养分利用效率，结合土壤分析，可能是由于土壤遭受N限制导致该森林类型林下植物养分利用效率更高。

3.2 不同森林类型森林土壤化学计量特征的差异

C、N、P是土壤养分的主要组成元素，显著影响生态系统的生产力（宋莉群等，2019），本研究中3种类型森林的SN和SC均显示CL>CLC>ZK，常绿阔叶林土壤的C、N含量比针阔混交林分别提高了1.7和1.9倍，主要是因为土壤C含量和N含量主要来源于地表森林枯枝落叶层的分解补充和积累，常绿阔叶林林下土壤湿润，阔叶落叶植物凋落物多且分解较快，可提高土壤养分，而针阔混交林中的针叶树种采取保守的生态策略，归还土壤的养分少，

且松针枯枝等凋落物分解难，养分释放较慢（张增可等，2019；欧阳学军等，2007）。土壤P含量表现为针阔混交林极显著高于另外2种森林类型，这主要是因为土壤P主要来源于岩石分化，主要受成土母质影响，仅有少部分来源于植物回归。

土壤C、N、P化学计量比可反映土壤释放N和P元素的能力，也常用于预测和衡量土壤有机质组成及分解速率（Tian et al., 2010）。土壤C∶N能反映土壤C和N营养的平衡状况，也能反映土壤N元素的矿化能力（王振等，2013）。本研究中，3种森林类型的SC∶SN在24.890~29.888，彼此差异不显著，说明土壤养分输入输出过程中，土壤C、N的比值能保持相对稳定；3种森林类型的SC∶SN显示为ZK>CLC>CL，且均高于全球均值水平（12.4），表明3种类型森林的土壤矿化速率均较慢，针阔混交林的有机质分解效率在3种森林类型中最慢。土壤C∶P是反映土壤微生物释放养分以及从土壤环境中吸收P素能力的重要标准，土壤C∶P与土壤P矿化速率成反比（李梦天等，2018；朱秋莲等，2013），3种森林类型SC∶SP显示CLC>CL>ZK，表明针阔混交林土壤P矿化效率在3者中最高，这或许也是针阔混交林中SP高于其他两种森林类型（表4）的原因之一。土壤N∶P可以反映N、P矿化速率及养分库容量，从而确定群落养分限制水平（张剑等，2019），Bui 和 Henderson（2013）研究发现，土壤N∶P＜10时，土壤受到N限制，本研究中针阔混交林的土壤N∶P值为7.489，低于Bui和Henderson（2013）的研究中的土壤N∶P值（10），也低于Tian等（2010）研究的全国土壤的平均N∶P值（8），说明该森林类型土壤N含量相对较低，植物生长受N限制影响，在管理上可人为补充氮肥提高土壤养分促进植物生长。

3.3 叶片与土壤化学计量特征间的影响关系

有研究表明，植物体中化学元素的含量高低与土壤中含量密切相关（巴格登等，2023；蒋龙等，2019），本研究中同一类型森林的不同林下层植物叶片与土壤化学计量相关性存在差异，草本层和灌木层植物叶片与土壤化学计量的相关性在3种森林类型中呈现相似趋势，即3种森林类型中，针阔混交林中土壤对林下层植物叶片化学计量的影响更为强烈，而在常绿阔叶次生林和常绿阔叶林中植物叶片受土壤化学计量影响不显著，这可能是因为针阔混交林土壤的C、N含量显著低于另外2种森林类型，土壤营养不足更容易影响林下植物的生长，而常绿阔叶次生林和常绿阔叶林土壤中相对充足的营养能为植物提供所需生长条件，因而对林下草本层和灌木层的植物生长影响较小。

参考文献：

巴格登，王文栋，许仲林，等，2023. 喀纳斯天然林乔灌草叶片及土壤碳氮磷化学计量特征[J]. 生态学报，43(21)：1-10. [BA GD, WANG WD, XU ZL, et al., 2023. C, N, P stoichiometric characteristics of tree, shrub, herb leaves and soil in Kanas natural forests of Xinjiang Province, China[J]. Acta Ecol Sin, 43(21): 1-10.]

董雪，辛智鸣，黄雅茹，等，2019. 乌兰布和沙漠典型灌木群落土壤化学计量特征[J]. 生态学报，39(17)：6247-6256. [DONG X, XIN XM, HUANG YR, et al., 2019. Soil stoichiometry in typical shrub communities in the Ulan Buh Desert[J]. Acta Ecol Sin, 39(17): 6247-6256.]

黄金铃，蒋得斌，2002. 广西猫儿山自然保护区综合科学考察[M]. 长沙：湖南科学技术出版社：167-181. [HUANG JL, JIANG DB, 2002. Comprehensive scientific investigation of Maoershan Nature Reserve in Guangxi[M]. Changsha: Hunan Science & Technology Press: 167-181.]

蒋龙，徐振锋，吴福忠，等，2019. 亚热带3种典型常绿森林土壤和植物叶片碳氮磷化学计量特征[J]. 应用与环境生物学报，25(4)：759-767. [JIANG L, XU ZF, WU FZ, et al., 2019.

Stoichiometric characteristics of C, N, and P in soil and plant leaves in three typical evergreen forest types in subtropical zone[J]. Chin J Appl Environ Biol, 25(4): 759-767.]
李秀，翟军团，宋照龙，等，2023. 胡杨枝叶形态及化学计量特征的性别差异[J]. 生态学杂志，42（7）：1586-1594. [LI X, ZHAI JT, SONG ZL, et al., 2023. Sex differences in morphological and stoichiometric characteristics of *Populus euphratica* Oliv. branches and leaves[J]. Chin J Ecol, 42(7): 1586-1594.]
李梦天，秦燕燕，曹建军，等，2018. 青藏高原草地管理方式对土壤化学计量特征的影响[J]. 生态学杂志，37(8)：2262-2268. [LI MT, QIN YY, CAO JJ, et al., 2018. Effects of grassland management patterns on soil stoichiometry on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Chin J Ecol, 37(8): 2262-2268.]
刘小菊，单奇，李园园，2020. 喀纳斯泰加林林下 72 种植物叶片的碳、氮、磷化学计量特征[J]. 生态环境学报，29(7)：1302-1309. [LIU XJ, SHAN Q, LI YY, 2020. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in 72 understory plants in Kanastaiga[J]. Ecol Environ Sci, 29(7): 1302-1309.]
刘万德，苏建荣，李帅锋，等，2010. 云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C、N、P 化学计量特征[J]. 生态学报，30(23)：6581-6590. [LIU WD, SU JR, LI SF, et al., 2010. Stoichiometry study of C, N and P in plant and soil at different successional stages of monsoon ever green broad-leaved forest in Pu’er, Yunnan Province[J]. Acta Ecol Sin, 30(23): 6581-6590.]
慕宗杰，刘果厚，桂荣，等，2020. 浑善达克沙地飞播区不同恢复阶段植物群落结构动态变化[J]. 华中农业大学学报，39(4)：46-56. [MU ZJ, LIU GH, GUI R, et al., 2020. Dynamic changes of plant community structure at different recovery stages of aerial-seeding region in Otindag Sandy Land[J]. J Huazhong Agric Univ, 39(4): 46-56.]
欧阳学军，周国逸，魏识广，等，2007. 南亚热带森林植被恢复演替序列的土壤有机碳氮矿化[J]. 应用生态学报，18(8)：1688-1694. [OUYANG XJ, ZHOU GY, WEI SG, et al., 2007. Soil organic carbon and nitrogen mineralization along a forest successional gradient in Southern China[J]. Chin J of Appl Ecol, 18(8): 1688-1694.]
任书杰，于贵瑞，陶波，等，2007. 中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究[J]. 环境科学，28(12)：2665-2673. [REN SJ, YU GR, TAO B, et al., 2007. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC[J]. Environ Sci, 28(12): 2665-2673.]
宋莉群，王义东，李冬初，等，2019. 长期退耕对红壤团聚体碳氮磷生态化学计量特征的影响[J]. 生态学杂志，38(6)：1707-1715. [SONG LQ, WANG YD, LI DC, et al., 2019. Long-term effects of natural restoration on C∶N∶P ecological stoichiometry in aggregates of red soil[J]. Chin J Ecol, 38(6): 1707-1715.]
王珂，尹昀洲，张明辉，等，2023. 林龄对红松人工林叶片-凋落物-土壤 C、N、P 生态化学计量特征的影响[J]. 西部林业科学，52(2)：55-61. [WANG K, YIN YZ, ZHANG MH, et al., 2023. Effects of stand age on ecological stoichiometric characteristics of C, and P in leaves, litter and soil of *Pinus koraiensis* plantation[J]. J W Chin For Sci, 52(2): 55-61.]
吴陶红，龙翠玲，熊玲，等，2023. 茂兰喀斯特森林不同演替阶段植物叶片功能性状与土壤因子的关系[J]. 广西植物，43(3): 463-472. [WU TH, LONG CL, XIONG L, et al., 2023. Relationship between plant leaf functional traits and soil factors at different succession stages in karst forest of Maolan[J]. Guihaia, 43(3): 463-472.]

王振，王子煜，韩清芳，等，2013. 黄土高原苜蓿草地土壤碳、氮变化特征研究[J]. 草地学报，21(6)：1073-1079. [WANG Z, WANG ZY, HAN JF, et al., 2013. Soil carbon and nitrogen variation characteristics of alfalfa grassland in Loess Plateau Area[J]. Acta Agr Sin, 21(6): 1073-1079.]

王绍强，于贵瑞，2008. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征[J]. 生态学报，28(8)：3937-3947. [WANG SQ, YU GR, 2008. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements[J]. Acta Ecol Sin, 28(8): 3937-3947.]

邢雪荣，韩兴国，陈灵芝，2000. 植物养分利用效率研究综述[J]. 应用生态学报，11(5)：785-790. [XING XR, HAN XG, CHEN LZ, 2000. A review on research of plant nutrient use efficiency[J]. Chin J Appl Ecol, 11(5): 785-790.]

余雅尧，徐雪蕾，刘超，等，2023. 宁夏罗山 4 种典型森林群落植物-凋落物-土壤生态化学计量特征 [J/OL]. 南京林业大学学报(自然科学版)，1-10. [2023-09-19]. https://ifgfy2b08d79e045e4fd4hbbbwp5pvq5uv65vxficg.res.gxlib.org.cn/kcms/detail/32.1161.S.20230404.1735.004.html.[YU YY, XU XL, LIU C, et al., 2023. Differences of ecological stoichiometry of plant-litter-soil in four typical forests on Luo Mountains, Ningxia Province[J/OL]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 1-10.[2023-09-19]. https://ifgfy2b08d79e045e4fd4hbbbwp5pvq5uv65vxficg.res.gxlib.org.cn/kcms/detail/32.1161.S.20230404.1735.004.html.]

喻理飞，朱守谦，叶镜中，等，2000. 退化喀斯特森林自然恢复评价研究[J]. 林业科学，36(6)：12-19. [YU LF, ZHU SQ, YE JZ, et al., 2000. A study on evaluation of natural restoration for degraded karst forest[J]. Sci Silv Sin, 36(6): 12-19.]

俞月凤，彭晚霞，宋同清，等，2014. 喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤 C、N、P 化学计量特征[J]. 应用生态学报，25(4)：947-954. []YU YF, PENG WX, SONG TQ, et al., 2014. Stoichiometric characteristics of plant and soil C, N and P in different forest types in depressions between karst hills, southwest China[J]. Chin J of Appl Ecol, 25(4): 947-954.

俞月凤，何铁光，杜虎，等，2019. 桂西北喀斯特地区不同退化程度植被群落物种组成及多样性特征[J]. 广西植物，39(2)：178-188. [YU YF, HE TG, DU H, et al., 2019. Changes in species composition and diversity of vegetation communities along degradation in karst area of Northwest Guangxi[J]. Guihaia, 39(2): 178-188.]

原雅楠，李正才，王斌，等，2019. 榧树种内 C、N、P 生态化学计量特征研究[J]. 林业科学研究，32(6)：73-79. [YUAN YN, LI ZC, WANG B, et al., 2019. Stoichiometric characteristics of C, N and P in different varieties of *Torreya grandis*[J]. For Res, 32(6): 73-79.]

阎恩荣，王希华，郭明，等，2010. 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的 C∶N∶P 化学计量特征[J]. 植物生态学报，34(1)：48-57. [YAN ER, WANG XH, GUO M, et al., 2010. C∶N∶P stoichiometry across evergreen broad-leaved forests, evergreen coniferous forests anddeciduous broad-leaved forests in the Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China[J]. J Plant Ecol, 34(1): 48-57.]

张增可，郑心炫，林华贞，等，2019. 海岛植物不同演替阶段植物功能性状与环境因子的变化规律[J]. 生态学报，39(10)：3749-3758. [ZHANG ZK, ZHENG XX, LIN HZ, et al., 2019. Summary of changes in plant functional traits and environmental factors in different successional stages of island plants[J]. Acta Ecol Sin, 39(10): 3749-375.]

朱彪，陈安平，刘增力，等，2004. 广西猫儿山植物群落物种组成、群落结构及树种多样性的垂直分布格局[J]. 生物多样性，12(1)：44-52. [ZHU B, CHEN AP, LIU ZL, et al., 2004.

Changes in floristic composition community structure and tree species diversity of plant communities along altitudinal gradients on Mt． Mao’er Guangxi China[J]. Biodivers Sci, 12(1): 44-52.]

朱喜，何志斌，杜军，等，2014. 林下植被组成和功能研究进展[J]. 世界林业研究，27(5)：24-30. [ZHU X, HE ZB, DU J, et al., 2014. Function and composition of understory vegetation: Recent advances and trends[J]. World For Res, 27(5): 24-30.]

张乃木，王克勤，宋娅丽，等，2020. 滇中亚高山森林林下植被和凋落物生态化学计量特征[J]. 林业科学研究，33(4)：127-134. [ZHANG NM, WANG KQ, SONG YL, et al., 2020. Eco-stoichiometric characteristics of understory vegetation and litter layer of subalpine forest in central Yunnan, China[J]. For Res, 33(4): 127-134.]

张雨鉴，王克勤，宋娅丽，等，2019. 滇中亚高山 5 种林型土壤碳氮磷生态化学计量特征[J]. 生态环境学报，28(1)：73-82. [ZHANG YJ, WANG KQ, SONG YL, et al., 2019. Ecological stoichiometry of soil carbon, nitrogen and phosphorus in five forest types in subalpine of middle Yunnan province[J]. Ecol Environ Sci, 28(1): 73-82.]

朱秋莲，邢肖毅，张—宏，等，2013. 黄土丘陵沟壑区不同植被区土壤生态化学计量特征[J]. 生态学报，33(15)：4674-4682. [ZHU QL, XING XY, ZHANG YH, et al., 2013. Soil ecological stoichiometry under different vegetation area on loess hillygully region[J]. Acta Ecol Sin, 33(15): 4674-4682.]

张剑，宿力，王利平，等，2019. 植被盖度对土壤碳、氮、磷生态化学计量比的影响研究—以敦煌阳关湿地为例[J]. 生态学报，39(2)：1-9. [ZHANG J, SU L, WANG LP, et al., 2019. The effect of vegetation cover on ecological stoichiometric ratios of soil carbon, nitrogen and phosphorus: A case study of the Dunhuang Yangguan wetland[J]. Acta Ecol Sin, 39(2): 1-9.]

张蕾蕾，钟全林，程栋梁，等，2016. 刨花楠不同相对生长速率下林木叶片碳氮磷的适应特征[J]. 生态学报，36(9)：2607-2613. [ZHANG LL, ZHONG QL, CHENG DL, et al., 2016. Biomass relative growth rate of *Machilus pauhoi* in relation to leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry properties[J]. Acta Ecol Sin, 36(9): 2607-2613.]

BUI EN, HENDERSON BL, 2013. C∶N∶P stoichiometry in Australian soils with respect to vegetation and environmental factors[J]. Plant and Soil, 373(1/2): 553-568.

ELSER J J, STERNER R W, GOROKHOVA E, et al., 2000. Biological stoichiometry from genes to ecosystems[J]. Ecol Lett, 3(6): 540-550.

HOLL KD, 2017. Restoring tropical forests from the bottom up[J]. Science, 355(6324): 455-456.

HE JS, FANG JY, WANG ZH, et al., 2006. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China[J]. Oecologia, 149(1): 115-122.

HEDIN LO, 2004. Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 101(30): 10849-10850.

NIINEMETS Ü, KULL K, 2003. Leaf structure vs. nutrient relationships vary with soil conditions in temperate shrubs and trees[J]. Acta Oecol, 24(4): 209-219.

REICH PB, OLEKSYN J, 2004. Global pattems of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 101(30): 11001-11006.

TAO Y, WU GL, ZHANG YM, et al., 2016. Leaf N and P stoichiomelry of 57 plant species in the Karamon Mountain Ungulate Nature Reserve, Xinjiang, China[J]. J Arid Land, 8(6): 935-947.

TIAN HQ, CHEN GS, ZHANG C, et al., 2010. Pattern and variation of C∶N∶P ratios in China's soils: a synthesis of observational data[J]. Biogeochemistry, 98(1): 139-151.

WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum[J]. Nature, 428(6985): 821-827.